Ameisengärten im Amazonasgebiet.

Von

E. Ule.

Mit Tafel XXIII.

Bei meiner Reise, die ich zur botanischen Erforschung des Amazonenstromes im Juli des Jahres 1900 unternahm, war ich auch begierig, die Verhältnisse kennen zu lernen, unter denen dort die Epiphyten gedeihen. Außer den biologischen Bedingungen aller dieser Pflanzen hatten noch besonders die Bromeliaceen, die unter ihnen in Brasilien eine der wichtigsten Rollen spielen, mein Interesse in Anspruch genommen.

In dem üppigen Pflanzenwuchs und den in lebhaftes und mannigfaltiges Grün gekleideten Wäldern des Amazonenstromes treten zweifellos die Epiphyten mehr zurück, ja es finden sich zumeist nur Formen, die mehr für eine Humusansammlung eingerichtet sind. Ich vermisste hier die zahlreichen Tillandsien, welche im südlichen Brasilien, z. B. bei Rio de Janeiro sich auf den dünnsten Zweigen und oft glatten Baumstämmen ansiedeln. Selbst die überall im wärmeren Amerika verbreitete *Tillandsia usneoides* scheint hier gänzlich zu fehlen. Farne, die wie manche *Polypodium*, oft von den Stämmen bis in das äußerste Zweigwerk, z. B. bei *Mangifera indica* überziehen, sieht man hier in dieser Weise nur wenig.

Im südlichen Brasilien findet man in den Gebirgswäldern, besonders wenn Felsblöcke vorhanden sind, in den niederen Sumpfgebüschen und in der Restinga des Standes oft vom Boden bis in die Äste und Zweige hinauf viele Bromeliaceen, Orchidaceen, Araceen, Gesneriaceen, Cactaceen, Farne, Bärlappe und andere Pflanzen, die man zum Teil als Übergangsepiphyten oder weniger ausgebildete ansehen kann. Solche über und über mit Epiphyten beladene Formationen, wie man sie besonders schön in den Bergwäldern bei Nova Friburgo antrifft (Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XVI, Heft 9, S. 309 und Bd. XVIII, Heft 6, S. 249), drücken der Physiognomie der Landschaft einen eigenen Charakter auf und sind dem Amazonasgebiet eigentümlich.

Die Uferwälder dieses Riesenstromes und seiner größeren Nebenflüsse unterscheiden sich von dem oft hochstämmigen und durchlüfteten Urwalde des höher gelegenen Landes durch den im allgemeinen nicht ganz so hohen und mehr abgerundeten Wuchs der Bäume, die wohl hin und wieder durch Kletter- uud Schlingpflanzen, doch seltener mit Epiphyten in ihrem Laubwerk gemischt werden. Einzeln ragen auch hier hohe Riesenstämme mit gewaltigen, weit ausgebreiteten Kronen hervor, und diese sieht man allerdings oft auf ihren starken, wagrechten Ästen beladen mit allen möglichen Epiphyten.

In den alten Blattspuren verschiedener Palmen wachsen *Ficus*, *Clusia* und Farne, darunter oft sehr große Formen. Außerdem sind mehr in dem überschwemmungsfreien Gebiet an schwächeren Bäumen und an unteren Stämmen epiphytische Pflanzen wahrzunehmen.

Am meisten sind verschiedene und mächtige Bromeliaceen und Araceen dort vorhanden, dann kommen Orchidaceen, Farne und seltner *Peperonia* und Gesneriaceen vor. Diese Epiphyten setzen sich hauptsächlich aus solchen mit Beerenfrüchten und solchen mit winzigen Samen zusammen, während diejenigen, deren Samen einen Flugapparat besitzen und die meist zu den ausgebildeten Formen dieser biologischen Gruppe gehören, nur durch einige *Vriesea*-Arten vertreten zu sein scheinen. Die hier weniger häufigen Luftströmungen sind der Verbreitung der fliegenden Samen nicht günstig, wozu die gewaltigen Regengüsse kommen, die viele Samen und zartere Pflanzen wegschwemmen, Erscheinungen, die vereint mit der großen Hitze der Epiphytenvegetation ein derberes und mehr xerophiles Gepräge aufdrücken.

Die Bromeliaceen bilden dichte Colonien auf ihrem Substrat und umklammern dasselbe mit ihren kurzen, neue Rosetten bildenden Ausläufern. Verschiedene Farne, Araceen und Orchidaceen entwickeln dichte Nester mit ihrem Geflecht von Luftwurzeln, und solche, die mehr einzeln auftreten, sind mit dicken, beschuppten Rhizomen und fleischigen oder lederartigen Blättern ausgerüstet. In einer ganz merkwürdigen Weise hat sich *Cereus Wittii* K. Schum. zum Epiphyten ausgebildet, indem hier die bandartigen, am Rande mit dornigen Areolen versehenen Glieder, sich fest dem Stamme andrücken und so oft weit hinaufklettern. Wenn diese Cactacee mehr dem Lichte ausgesetzt ist, wird sie schön purpurrot gefärbt. Hygrophile Epiphyten finden sich nur wenig im schattig-feuchten Walde.

Wenn unter den epiphytischen Gewächsen am Amazonenstrom wohl manche sich durch üppigen und riesigen Wuchs auszeichnen, so fehlen dort aber die ausgebildetsten und oft die zarteren Formen. Eine Ausnahme in mancher Beziehung machen Wälder am Rio Negro auf sandig feuchtem Boden mit niederem Baumwuchs oder Strauchwerk bedeckt, eine Formation, die etwas an die Meeresrestinga im Süden erinnert. In den Wäldern des eigentlichen Überschwemmungsbodens scheinen jedoch vorzugsweise nur

solche Epiphyten, welche auf irgend eine Weise eine wirkliche Humusansammlung benutzen, zu gedeihen.

Schon in einem kleinen Walde bei Pará ist mir nun aufgefallen, dass Ameisennester, wie sie sich vielfach auf den Bäumen finden, immer mit einigen Pflanzen, so besonders einer lang herabhängenden *Peperonia*, bewachsen waren. Später habe ich bei Manáos, am Amazonas, Solimões und Juruá überall solche mit Epiphyten durchwachsene Ameisennester wahrgenommen. Die hauptsächlichsten Pflanzen dieser Ameisennester waren eine Gesneriacee, wahrscheinlich eine *Codonanthe*, eine Bromeliacee vom Ananashabitus und eine *Peperonia*. Diesen gesellten sich neben anderen Arten von Bromeliaceen und Gesneriaceen noch Araceen, wie *Anthurium*, ein *Phyllocactus* und zuweilen eine *Ficus* bei. Gewöhnlich waren mehrere Pflanzen aus verschiedenen Familien in einem Nest vergesellschaftet; oft z. B. die Bromeliacee mit der Gesneriacee und herabhängender *Peperonia*, oder ein *Phyllocactus* mit Bromeliacee und *Peperonia* oder *Anthurium* mit Bromeliacee und Gesneriacee. Außer in den beginnenden Nestern findet sich selten nur eine Pflanzenart vor, dagegen wohnen darin oft eine Anzahl verschiedener.

Im Überschwemmungsgebiet, wo lichterer Baumwuchs mit Sträuchern vorhanden war, und bei Manáos in dem niederen, strauchartigen Walde habe ich vielfach Gelegenheit gehabt, Ameisennester mit ihren Epiphyten in allen Entwickelungsstadien zu beobachten. Zunächst sieht man da einzelne Keimpflanzen, deren Würzelchen von den Ameisen schon mit Erde umgeben sind, dann kommen Nester von der Größe der Wallnuss an bis weit über Kopfgröße mit verschiedenen schon mehr entwickelten Pflanzen vor. Die Gesneriacee, *Codonanthe* aff., welche mit ihren dicht beblätterten Zweigen klettert, dient besonders an Verzweigungsstellen der Stützpflanze den Ameisen zur Anlage neuer Nester. Im Überschwemmungsgebiet, wo diese Ameise nicht so ausschließlich vertreten war, bauten andere Nestameisen gern auf Sträuchern von kandelaberartigem Wuchs ihre Nester. Da zu solchen aber besonders eine *Cordia* und einige Melastomaceen gehören, die für sich schon Ameisenpflanzen sind, weil sie diese Tierchen entweder wie erstere in verdickten, hohlen Zweigenden, die anderen in blasenförmig angeschwollenen Blattstielen bergen, so waren diese auch sehr oft mit den von anderen Ameisen verfertigten Nestern besetzt. Ein solches noch kleines Nest mit jungen Pflanzen, das mit einer geglätteten Erdschicht umgeben ist, zeigt Fig. 2. Eine sehr kleine hellbraune Ameise, deren Biss weniger unangenehm ist, baut besonders kunstreiche Nester, welche mehr oder weniger kugelförmig sind und die sehr porös gebaut werden, so dass sie etwa einem Badeschwamme gleichen.

Solche Nester, wie Fig. 1 darstellt, sind oft ganz bedeckt von jungen Keimpflanzen, die besonders nach einem Regen hervorsprossen. Es entsteht dadurch ein Bild, das mich sehr an kleine Schweinchen erinnert, wie

man sie in Schaufenstern von Blumenhandlungen in Berlin ausgestellt sieht und welche durch kleine Keimpflanzen, die aus Löchern herauskommen, wie grüne Borstentiere aussahen. Sind die Pflanzen schon mehr ausgewachsen, so verliert und verändert sich je nach dem Wachstum die Form des Ameisenbaues. Einige Ameisenepiphyten besitzen nämlich knollenartige Wurzeln, wie besonders eine Gesneriacee mit großen, membranartigen Blättern, von der ein junges Exemplar mit den erdigen Einhüllungen der Ameisen in Fig. 3 gegeben ist. Armsdick angeschwollen ist auch das Rhizom einer großen Aracee, die gleich einer *Ficus* Stützwurzeln zum Boden sendet. Die Nester mit Knollenpflanzen nehmen oft die Form von Ballen an, wie sie etwa in Töpfen oder Gefäßen entstehen, wo die Wurzeln sich aus Mangel an Raum dicht verflechten.

Eine größere schwarzbraune Ameise, die heftiger beißt, verfertigt nicht ganz so kunstreiche Nester, die aber durch einen um so dichteren und üppigeren Pflanzenwuchs ausgezeichnet sind. Oft ist hier alles in dichtes Laubwerk zusammengeballt, das oft eine bräunliche oder selbst purpurne Färbung annimmt. Auch hoch oben in den Baumkronen kommen solche oft umfangreiche Epiphytenknäuel vor, aus denen besonders die Bromeliacee mit langen, schmalen, dornigen und etwas fleischigen Blättern hervorragt. Sie steht habituell der *Fernseea*, die zuweilen auch epiphytisch wächst[1]), am nächsten. Durch diese Bromeliacee mit Blättern von zuweilen fast 3 m Länge wird oft den Ameisennestern hoch oben auf den Bäumen der Anschein von Strohwischen oder Storchnestern gegeben.

Eine ganze Anzahl von Pflanzen habe ich nun ausschließlich nur in diesen Ameisennestern gefunden und zwar sind das, so weit ich dieselben bis jetzt kenne: 3 Araceen, 5 Bromeliaceen, 5 Gesneriaceen, eine Moracee, 2 Piperaceen und eine Cactacee. Nur bei sehr wenigen dieser Arten bleibt es noch zweifelhaft, ob sie nicht doch auch außerhalb der Ameisennester vorkommen[2]. Leider muss auf eine ausführliche Liste dieser Pflanzen verzichtet werden, weil mir hier alle systematischen Hilfsmittel fehlen.

Vergleichen wir nun diese Ameisenepiphyten in ihrem Bau mit den anderen Epiphyten, so finden wir gewisse, gemeinsame Merkmale, die sie von den meisten derselben unterscheiden. Das Wurzelgeflecht ist besonders mit den zarteren Saugwurzeln wohl ausgebildet und öfter kommen fleischige, wasserhaltende Knollen vor. Außer der allgemein dichteren Belaubung zeigen die Blätter noch manche Abweichungen von denen ihrer nächsten

1) *Fernseea Itatiaiae*, welche im Hochlande der Serra do Itatiaia zwischen 1800—3000 m verschiedentlich auf Felsblöcken vorkommt, siedelt sich dort zuweilen auch in den Astgabeln der knorrigen und niederen Bäume an.

2) Äußerst selten sieht man auch einmal einen Farn oder Orchidacee in diesen Nestern, deren feine und kleine Samen natürlich hinzufliegen können; anderseits kommt wohl auch der Fall vor, dass ein Ameisenbau auf einem schon vorhandenen Epiphyt angelegt wird.

Verwandten unter den übrigen Epiphyten. Die Blätter der Bromeliaceen zum Beispiel der ananasartigen und zweier *Nidularium* sind weder zum Wasseransammeln eingerichtet, noch haben sie einen besonderen Trockenschutz, sondern sie sind mehr fleischig wie die erdbewohnenden Gattungen *Ananas*, *Bromelia* und *Dyckia*. Von Gesneriaceen hat eine mit dichter Belaubung große, fleischige Blätter; die Verwandten von *Codonanthe* besitzen aber weit weniger dicke Blätter als andere Arten unter den gewöhnlichen Epiphyten, wie dort auch eine Art mit Blättern von linsenförmigem Querschnitt vorkommt. Die knollentragende Gesneriacee besitzt nur große, dünne, hautartige Blätter, wie sie sonst nur bei Schattenpflanzen eigentümlich sind. In derselben Weise trägt auch die Aracee mit knollenförmigem Rhizom große, fast hautartige Blätter. Das sind alles Eigenschaften, welche charakteristisch sind für die nächsten Verwandten der Epiphyten oder für solche, die auf niederer Stufe derselben sehen und auf vorhandene Humusansammlung angewiesen sind. Wenn ich an den Blüten nichts Bemerkenswertes beobachtet habe, so zeigen dies dagegen die Früchte, welche meist Beeren sind, in dem bei verschiedenen die Samen größer werden als bei anderen Arten. Zum Beispiel sind die Samen der dort vorkommenden *Nidularium*[1]) 4 mm lang, während ich bei allen anderen Arten bisher nur 2 mm gemessen habe. Der vermehrte Umfang der Samen von Ameisenepiphyten macht sie weniger geeignet zur Verbreitung durch die Vögel.

Fragen wir uns nun, wie kommen diese Pflanzen immer gerade in die Ameisennester? so dürften wir wohl nicht fehl gehen, wenn wir die Ameisen als Ursache der Samenverbreitung und als Pfleger dieser künstlichen Epiphyten ansehen. Dr. Alfred Möller hat in seiner interessanten Arbeit (Schimper, Bot. Mitteilungen aus den Tropen, Heft 6) über die Pilzculturen der Blattschneider (Atta) nachgewiesen, wie die intelligenten Tierchen besondere Pilze pflegen, von deren Production sie sich ernähren.

Schon in Band XVIII., Heft 3, S. 123 dieser Blätter hatte ich darauf hingewiesen, dass das Verschleppen von humusbildenden Stoffen durch die Ameisen[2]) unter Umständen den Epiphyten zu gute kommen könne, ohne zu ahnen, welche Bedeutung für die Existenz einer Anzahl Pflanzenarten diese Erscheinung in der That am Amazonenstrom hat.

Besonders das Forttragen von Samen, wovon ich daselbst einen Fall

1) Die 2 oder 3 hier vorkommenden *Nidularium*-Arten haben einen verzweigten Blütenstand und gänzlich freie Kelch- und Blumenblätter wie *Canistrum*, aber keine Blütenschüppchen. Obwohl sie nun den Habitus von *Regelia* besitzen, müssten sie der übrigen Eigenschaften wegen nicht zu *Eunidularium*, sondern zu *Canistrum* gestellt werden und wären demnach schüppchenfreie Arten der Gattung. Es ist dies wieder ein Beweis, dass die aufgestellten 3 Gattungen *Aregelia*, *Nidularium* und *Canistrum* keine natürlichen sind (Bd. XVIII, Heft 2, S. 60).

2) Im Überschwemmungsgebiet, wo Schleppameisen (Atta), wenn auch spärlich vorkommen, haben sie ihre Nester immer auf den Bäumen.

bei *Ipomoea pes caprae* erwähnt hatte, findet sich hier in einer ganz besonderen Vervollkommnung.

Wir haben nämlich die Thatsache vor uns, dass Ameisen Blütenpflanzen auf Sträuchern und Bäumen ansäen und sie zum Schutz ihrer Wohnungen aufziehen und pflegen, also wirklich schwebende Gärten anlegen, die ich deshalb Ameisengärten genannt habe. Die cultivierten Pflanzen, die am nächsten den Humusepiphyten stehen (Ber. d. deutsch. Bot. Ges., Band XVI. Heft 9, S. 311), habe ich mit dem Namen Ameisenepiphyten bedacht.

Die Richtigkeit dieser Beobachtung ist nun von mir in der verschiedensten Weise untersucht worden und stütze ich mich da auf folgende Gründe:

1. Es ist unmöglich, dass etwa jedes Mal da, wo Samen dieser Pflanzen aufgehen, sogleich Ameisennester angelegt werden und dass überhaupt solche Mengen von oft verschiedenen Samen in die Ameisennester durch Vögel oder andere Tiere, als eben die Ameisen selbst, gelangen können. Zudem sind die Ameisengärten oft an Stellen angelegt, wo man andere Epiphyten niemals sieht.

2. Es spricht für meine Behauptung das ausschließliche Vorkommen von besonderen Pflanzenspecies in den Ameisennestern.

3. Dazu kommt der besondere Bau der Ameisenepiphyten, der sie ohne künstliche Humusansammlung nicht gedeihen ließe.

4. Es sind endlich experimentelle Versuche gemacht worden, die zeigten, dass die Ameisen in der That die Samen der Ameisenepiphyten an geeignete Stellen verschleppen.

Verschiedene Male habe ich Beeren von einem *Nidularium*, einer anderen Bromeliacee, *Portea* aff. und einer Gesneriacee an Ästen, wo die Bewohner der Ameisengärten vorbeiliefen, ausgequetscht und habe das Verhalten der Ameisen daselbst beobachtet. Oft saugten sie erst an dem Safte, kamen dann an die Samen und schleppten sie bald fort an geschützte Stellen ihrer Nester. Einmal stürzten sich auch die Tierchen hastig über die Samen und trugen sie sofort weg.

Untersucht man nun den besonderen Bau der Nester und beobachtet die Blumenzucht der Ameisen, so findet man, wie sorgfältig sie die zarten Wurzeln der Pflanzen von frühester Jugend an mit Erde umgeben. Bei dem Auswachsen der Pflanzen werden nun die Nester immer mehr ausgedehnt und der lockere mit Gängen versehene Erdbau vergrößert. Der größte Teil der oft zahlreichen jungen Keimpflanzen geht bald ein und hat vermutlich nur den Zweck, dem begonnenen Neste oder dem Weiterbau desselben den ersten festen Halt zu geben. Gewöhnlich kommt nur eine Gesellschaft von Pflanzen zur vollen Entwickelung, die gegenseitig den Platz ausnützen. So nehmen Bromeliaceen und *Anthurium* mehr das Centrum des Nestes ein, Gesneriaceen und *Ficus* breiten sich nach außen

aus und *Peperonia* hängt mit seinen langen Zweigen abwärts. Zweifellos findet hier auch ein Gegenseitsverhältnis zwischen Ameisen und Pflanzen statt. Die Ameisen säen und pflegen diese Gewächse, die sonst nicht würden bestehen können[1]), dafür aber ermöglichen sie ihnen den Bau von Nestern auf den Bäumen, die durch die Epiphyten Halt vor den heftigen Regengüssen bekommen und außerdem auch oft vor den sengenden Strahlen der Sonne geschützt sind. Auf dem trockenem Astwerk abgestorbener Bäume bleiben die Ameisengärten, hier besonders purpurn gefärbt, lange bestehen, während andere Epiphyten an solchen Stellen bald absterben. Dass die Ameisen auch die Pfleglinge ihrer Gärten vor Feinden, vielleicht Affen, schützen, mag sein, wird aber vermutlich wegen ihres hohen Standortes keine große Bedeutung haben. Das Zusammenleben von Ameisen und Pflanzen soll daher nicht als eine Schutzsymbiose, sondern vielmehr als eine Raumsymbiose bezeichnet werden, für die ich überhaupt das Verhältnis der meisten Ameisenpflanzen zu ihren Bewohnern ansehe.

Über die Verbreitung der Ameisengärten sei zunächst hervorgehoben, dass sie sowohl im Überschwemmungsgebiet (vargem) als im überschwemmungsfreien Gebiet (terra firme) vorkommen, dabei fehlen sie aber oft auf weite Striche. An lichteren Stellen finden sich diese Ameisennester auf Gesträuch und niederen Bäumen, einzeln oder meist mehrere beisammen. Neben den verschiedenen Sträuchern und Bäumen, wo die Ameisengärten gewöhnlich in den Astgabeln angelegt sind, kommen sie auch auf *Cecropia* und Palmen vor, ja zuweilen dienen krautartige Pflanzen oder große Blätter als ihre Stützpunkte. Einen großen Teil der Nester und darunter oft solche von riesigen Dimensionen sieht man auf den Kronen hoher Bäume.

Für die Physiognomie der Landschaft am Amazonenstrom sind diese Ameisengärten gewiss von größerer Bedeutung als die übrige epiphytische Pflanzenwelt, denn sie fallen mehr ins Auge. An gewissen Waldstrecken sind die meisten Bäume von diesen lebenden Pflanzenknäueln dicht beladen, die besonders, wenn sie auf großen Mimosen oder zur Zeit blattlosen Bäumen mit ihrem rötlichen Colorit auftreten, einen eigentümlichen Anblick gewähren.

Die meisten Ameisenepiphyten scheinen weit verbreitet zu sein. Bei Manáos habe ich das *Nidularium* vom Juruá nicht gefunden, dagegen eine andere Bromeliacee, die wieder dort nicht vorkam. Auf weiteres Eingehen dieser interessanten Erscheinung, namentlich auch der Lebensweise der in Betracht kommenden Ameisenarten muss vorläufig verzichtet werden,

---

1) Natürlich würde man die Ameisenepiphyten in lockerer Erde leicht cultivieren können. In der Natur wachsen sie aber niemals auf dem Erdboden, wie überhaupt am Amazonenstrom solche Epiphyten, die zugleich Erdbewohner sind, selten gefunden werden.

da dies zum Teil in das Gebiet der Zoologie gehört, die hier ein reiches Feld für Beobachtungen finden würde.

Der Reichtum an Ameisen, die so eng mit dem Pflanzenleben zusammenhängen, ist in der That ein bedeutender; ja an manchen Stellen sind sie überall so zahlreich, dass man beim Pflanzensammeln fortwährend mit ihnen zu kämpfen hat. Es giebt eine ganze Reihe von Ameisenpflanzen sowohl im Überschwemmungsgebiet als auf der Terra firme, die in Hohlräumen verschiedene Ameisen bergen. Neben der *Cecropia*, darunter eine mit einer großen, sehr schmerzhaft beißenden Ameisenart, kommen noch weit entwickeltere Ameisenpflanzen vor, so eine, welche den Einwohnern als *Arvore do tachi* bekannt ist und die von eilig am Stamme hin und her laufenden Ameisen bewacht wird. Am Boden lassen diese Ameisen in einem gewissen Umkreise um den Stamm keine andere Pflanze aufkommen.

Diese intelligenten, hoch entwickelten Tierchen, die Ameisen, bauen kunstvolle Nester, haben ein besonderes Staatsleben mit Arbeitsteilung, halten sich Blatt- und Schildläuse und andere Insecten als Haustiere, treiben Pilzculturen und legen, wie hier gezeigt worden ist, auch wirkliche Blumengärten hoch oben auf den Stämmen an.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII.

Fig. 1. Kugelförmiger Ameisengarten mit vielen Keimpflanzen.
Fig. 2. Ameisengarten in der Zweiggabel einer *Cordia*.
Fig. 3. Gesneriacee mit Wurzelknollen auf einer Melastomacee, zwischen welchen die Ameisen Erde getragen haben.

Die Figuren sind in natürlicher Größe gegeben und im Überschwemmungsgebiet bei Bom Fim am mittleren Juruá gezeichnet worden.

Manáos, 1. März 1901.


1
2
3